AMAZONIANA	II	3	363—390	Kiel, März 1970

Zwei bemerkenswerte Nostocaceen aus Südamerika II.

Zur Tr-Morphologie der Gattung *Cylindrospermum* KÜTZ.

Von GERHARD HELMUT SCHWABE

Keine Cyanophytengattung ist klarer und genauer definiert und deshalb aufgrund ihrer taxonomischen Abgrenzung leichter zu erkennen als *Cylindrospermum* KÜTZ. Diese Sonderstellung manifestiert sich jedoch nur an Populationen, die neben Hz[1]) auch D enthalten, und beruht auf folgenden Umständen:

1. Verglichen mit anderen Nostocaceen zeichnet sich das Tr durch seine Gleichförmigkeit aus, d. h. die Tr sind nie „gestaucht", Maße und Gestalt der Z schwanken nur in engen Grenzen.

2. Regelmäßiges Auftreten von tHz prägt das Bild sowohl des einzelnen Tr wie des Bestands. Nur als äußerst seltene Anomalie ist die Bildung von echten, d. h. zweiporigen iHz zu betrachten, die durch eigene Befunde bisher noch nicht bestätigt werden konnte. Bei vielen *Nostoc*-Arten treten tHz vor allem in der Frühentwicklung von Keimlingen aus D, aber auch schon an relativ kurzen Ho h auf, ohne jedoch i. d. R. das Bestandsbild zu beherrschen (vgl. Tab. 1).

3. Die stets subterminal, d. h. unmittelbar neben der tHz, gewöhnlich einzeln, seltener zu mehreren angelegten D vollenden die unverwechselbare Kennzeichnung des *Cylindrospermum*-Tr (Abb. 10). Die D sind stets deutlich größer (zumeist erheblich länger) als die vegetativen Zellen und die tHz und pflegen eine ± auffallend dicke, zumeist bräunliche Hülle zu entwickeln. D-Bildung setzt immer (auch bei anderen Gattungen) voraus, daß sich im gleichen Tr mindestens eine Hz befindet (vgl. aber auch S. 372), jedoch führt die Existenz von Hz nicht notwendig zur D-Bildung. — Übergänge zwischen Hz und D sind bei dieser Gattung seltener als bei anderen Nostocaceen (S. 372).

Bei einer derart strengen Abgrenzung dieses Taxons verdienen regelhafte Abweichungen entsprechend aufmerksame Beachtung, zumal sie ausgesprochen selten vorkommen. Den typischen *Cylindrospermum*-Bau zeigt Abb. 10. Nur in Ausnahmefällen sind zwei Tr-Typen sicher voneinander zu trennen, die sich durch gleichartige oder ungleiche Apexausbildung unterscheiden, d. h. die tHz tritt entweder beiderseits oder nur an einem Ende des Tr auf, das dann als basales bezeichnet wird. Die zugehörige Apikalzelle pflegt bei diesem Typ etwas kleiner und oft fast kegelig gestaltet zu sein. In den weitaus meisten Populationen kommen jedoch beide Formen nebeneinander vor. Das ist auch zu erwarten, da sich „symmetrische" Tr (xDooooooooDx) leicht und häufig teilen oder fragmentieren, sodaß dann Apices ohne tHz in ± großer Zahl auftreten. Hz-Bildung und damit „symmetrische" Tr werden bei den meisten Stämmen durch N-Mangel im Medium begünstigt, wohingegen N-Überschüsse die Vermehrung gerichtetpolarer Tr (xDooooooo) fördern. (Diese Bauform weist Beziehungen zu den Rivulariaceen, besonders zu *Gloeotrichia* auf). Die morphologischen Wirkungen des N-Haushalts auf das Tr überlagern jedoch, wie zahlreiche Kulturversuche zeigten, bestimmte genetische Merkmale, d. h. manche Populationen neigen mehr zu dem einen, andere zum anderen Tr-Typ. Einheitlich rein könnten grundsätzlich nur asymmetrische Tr (xDoooooo)

[1]) Abkürzungen siehe S. 389.

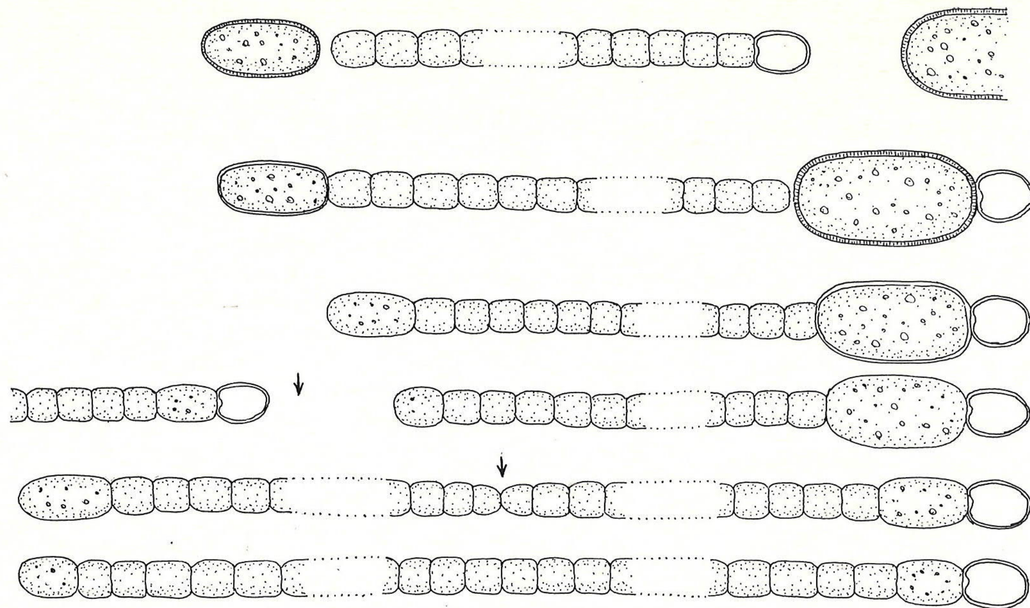


Abb. 11: Typische Tr der fa. *limariense* sind stets polar gerichtet (schematisch). Der bHz steht eine apikale D gegenüber, die ausgereift i. d. R. relativ kürzer (bzw. dicker) als die stets größere stD zu sein pflegt. Tr-Umpolungen nach D-Ablösung kommen sicher vor, sind aber auf dieser Abb. nicht dargestellt.

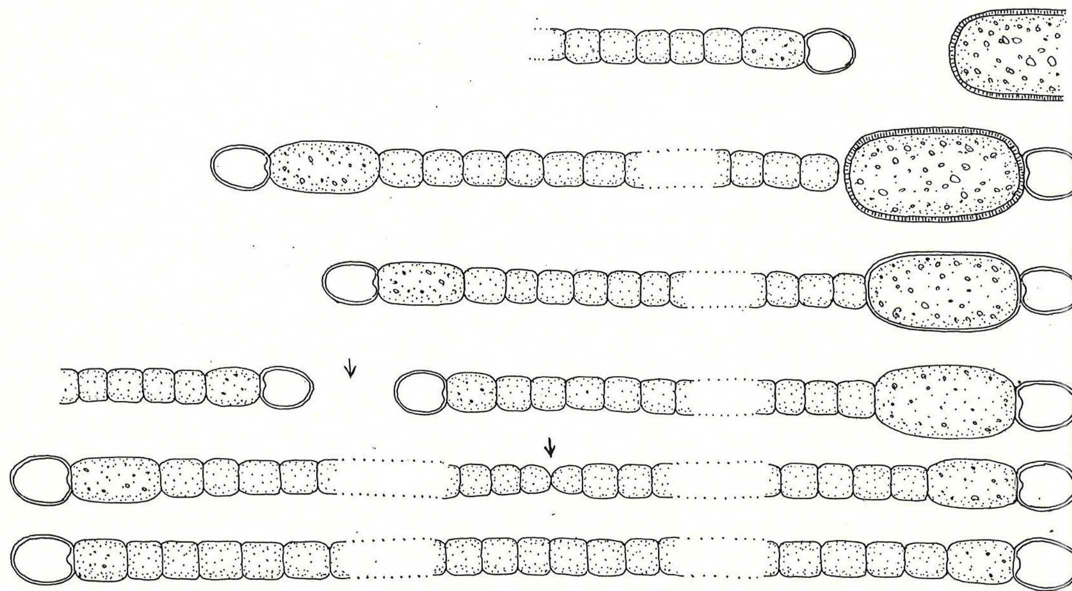


Abb. 10: Tr-Morphologie von *Cylindrospermum* schematisch. Neben bipolaren treten infolge Tr-Bruch ± h polar gerichtete Tr mit nur einer tHz (bHz) auf. Zwischen den bipolaren stD bestehen stets deutlich erkennbare Alters- und Größenunterschiede.

auftreten. Solche Populationen wurden aber bisher nicht gefunden. Allerdings weisen natürliche Populationen große Schwankungen im Mengenverhältnis beider Tr-Typen auf. So entwickelt der nachstehend behandelte Fund mindestens überwiegend gerichtet-polare Tr. Ob eine taxonomisch brauchbare Unterscheidung zwischen den beiden Tr-Typen praktisch möglich ist, darf bezweifelt werden, zumal Tr-Bruch ein häufiges Ereignis ist, das verschiedene Ursachen haben kann.

Bei „symmetrischen“ Tr, die also beiderseits in tHz enden, befinden sich die beiden stD nie im gleichen Entwicklungs- oder Reifezustand. In jedem Falle zeigt sich vielmehr ein zumeist auffallender Unterschied in Form und Volumen der D und in der Stärke, Färbung und Strukturierung ihrer Hülle. Die Symmetrie solcher Tr wird also nie vollkommen erreicht. — Die dem ersten Anschein nach ziemlich verwickelte Morphologie der Gattung läßt sich mittels naheliegender Hilfsvorstellungen leicht überschauen. Es sieht so aus, als ob schon beim ersten Beginn der stD-Entwicklung von der hier aktiven tHz ein Impuls ausginge, der mit einiger Verzögerung die Anlage einer D am Gegenpol (bzw. die Aktivierung der dortigen tHz) anregt. — Wenn ein Tr fragmentiert oder eine gereifte D mit anhängender tHz abgestoßen wird, dann scheint von der nunmehr einzigen tHz (a) der Anstoß sowohl zur Bildung einer Gegen-tHz (b) als auch zur Anlage der zugehörigen stD auszugehen, falls bei (a) bereits eine D entwickelt wird. Stets ist die D-Entwicklung neben der älteren tHz weiter fortgeschritten als neben der jüngeren. Beiderseits in tHz endende Tr sind also immer nur annähernd, niemals genau symmetrisch, weil die stD alternierend reifen, mithin niemals gleichalterig sind und ihrem Reifestand entsprechend jeweils zusammen mit ihrer tHz abgestoßen werden.

In dieser Weise findet im Tr eine periodische Umpolung statt, die wenigstens bei manchen Stämmen auch an polar gerichteten Tr aufzutreten scheint: nach Ablösung der stD mit der ihr zugehörenden basalen tHz verwandelt sich die bisherige Apikalzelle in eine tHz, die nunmehr die Tr-Basis darstellt. — Erst vor dem Hintergrund dieser morphologischen Tr-Gliederung, die in der sonst ziemlich formenreichen und weit verbreiteten Gattung stets streng eingehalten wird, zeigt sich die Sonderstellung des nachstehend behandelten Funds.

Cylindrospermum muscicola KÜTZ., — *stagnale* (KÜTZ.) BORN et FLAH. fa. *limariense* n. f.

Herkunft:

Bei einer Exkursion zu den Waldrelikten von Fray-Jorge und Talinay (Chile, Prov. Coquimbo) wurden im Mai 1941 u. a. Laub- und Lebermoose im nebelnassen und dauerfeuchten Waldbezirk gesammelt (TH. HERZOG 1954, 27—99). Die schon im Zeltlager getrockneten und verpackten Proben wurden im folgenden Monat in dicht schließenden Blechbehältern verwahrt, die wegen ungewisser Lager- und Transportbedingungen sorgfältig mit Teer abgedichtet wurden. In diesem wahrscheinlich luftdichten Abschluß wurden auch Doppel der Sammlung in einem Hafenspeicher in Valparaiso unter erheblichen Temperaturschwankungen bis Mitte 1958 belassen und dann auf dem Seewege nach Plön verbracht. Im Juni 1959 wurden in Plön nach vorheriger Sterilisierung der unbeschädigten Außenhüllen und geschützt gegen jede Verunreinigung von außen kleine Erdkrümel und Moosbruchstücke aus den Sammeltüten — also nach einer mehr als achtzehnjährigen Aufbewahrung des lufttrockenen Materials unter dichtem Verschluß — auf verschiedenen Agarnährböden angesetzt. Das Material

stammt mit Sicherheit aus den Fray-Jorge-Gipfelwäldern (500—650 m). Eine genaue Zuordnung zu bestimmten Nummern der Moossammlung ist jedoch nicht mehr möglich.

Rohkultur und Befunde:

Einige dieser Ansätze enthielten zahlreiche D von Cylindrospermen, von denen sich auf dem keineswegs optimalen Substrat (Brunnenwasser mit 0,5% eines nur bedingt brauchbaren Handelsagars) mindestens 3 (als Klone) entwickelten, von denen 2 getrennt weitergeführt wurden. Einer der so herangezogenen Stämme erwies sich als *Cylindrospermum muscicola typicum*, wenn auch mit verhältnismäßig großen D (Tab. 4 Nr. XXI, siehe auch S. 372), dagegen fiel der ander eStamm vor allem durch eine ungewöhnliche, anfangs häufig auftretende Differenzierung eines Tr-Endes auf (Abb. 9). Während das eine Tr-Ende die typische Entwicklung mit einer tHz und einer später neben ihr angelegten stD zeigte (Abb. 12), trat am Gegenende des Tr (also apikal) neben den in der Gattung üblichen Differenzierungen (stumpf kegelige bis abgerundete vegetative Zellen oder, gewöhnlich nicht ganz so häufig, eine typische tHz) nicht selten eine dritte auf. Die (apikale) Endzelle vergrößert sich ohne sichere Anzeichen zur Umwandlung in eine tHz (Homogenisierung des Zellinhalts, Membranverstärkung, Porusbildung) und bildet schließlich eine Außenhülle, die sich von gelb nach braun verfärbt und durchaus der D-Hülle am Gegenpol entspricht.

Terminale Dauerzellen (tD):

Der Stamm bringt also neben den gattungseigentümlichen subterminalen D (stD) morphologisch deutlich davon unterschiedene terminale D (tD) hervor, die allerdings viel weniger häufig sind als die erstgenannten (stD). Der anfängliche Verdacht, daß die tD als grundsätzlich von stD unterschiedene Bildung nur dadurch vorgetäuscht werde, daß sich die tHz nach Anlage einer ihr zugehörigen stD frühzeitig vom Tr löse, dieser Verdacht konnte durch zahlreiche Beobachtungen widerlegt werden: Insbesondere konnte die Entwicklungsreihe von der typisch geformten Apikalzelle über alle Zwischenstufen vergrößerter Volumina bis hin zur fertigen tD an Hz-losen Tr-Enden verfolgt werden. (Vgl. aber auch nachstehend 2 g).

Die tD unterscheidet sich von der gattungskennzeichnenden stD deutlich durch folgende Merkmale (Abb. 11 und Tab. 7):

1. Sie bildet sich nur am Gegenpol einer tHz, neben der unverkennbar eine stD angelegt ist. (Wenn an einem derartigen polar-gerichteten Tr die tHz mit ihrer D-Anlage als Basis bezeichnet wird, ist die tD also eine apikale Bildung.)
2. Die basale D-Anlage ist in ihrer Entwicklung der zugehörigen tD stets voraus. Dieser eindeutige, aber zeitlich anscheinend stark variierende Entwicklungsunterschied läßt sich an folgenden Erscheinungen erkennen:
   a) Niemals wurde eine sichere Schwellung der Apikalzelle ohne deutliche Anlage einer stD am Gegenpol (oder frühere D-Bildungen am gleichen Tr) gefunden.
   b) Bei sicherer tD-Anlage ist die D-Bildung am Gegenpol stets weiter fortgeschritten.
   c) Die Außenhülle der D, die sich von ihrem farblosen Anfangszustand bei der Reifung über gelb, gelbbraun, braun bis dunkelbraun verfärbt, ist bei der tD stets heller als bei der zugehörigen stD. (Dunkelbraune Hüllen bei tD wurden nur ausnahmsweise beobachtet, kennzeichnen dagegen bei stD den normalen Reifezustand (vgl. dazu Tab. 7).

   d) Die Außenhülle der tD ist stets dünner als die der zugehörigen stD.
   e) Das Volumen der tD ist stets kleiner als das der zugehörigen stD.
   f) Die tD haben eine gedrungene ellipsoide Form, wohingegen die relativ längeren stD oft angedeutet eiförmig gestaltet sind. Ihr breiterer Pol ist der Hz zugekehrt.
   g) Hz-tD-Übergangsformen sind relativ häufig, vor allem wenn nach längerer Kultur typische tD nur noch selten auftreten (Abb. 13).

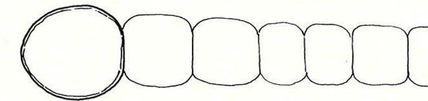


Abb. 13: Nach etwa einjähriger Kultur treten nicht selten deutlich vergrößerte terminale Zellen auf, die sich von vegetativen Zellen mindestens durch ihr Volumen unterscheiden, aber bei schwach verdickter Wand keine sichere Zuordnung zu tHz oder D erlauben. Der Apikalbereich pflegt in solchen Fällen erkennbar verdickt zu sein (etwa: Tr = 4 μm, subterminale Z = 4,5—4,6 μm, terminale Z 5—6,2 μm ⌀). Solche Formen werden anscheinend durch N-Gaben begünstigt.

Als morphologische „Anomalie" treten bei *Cylindrospermum* an Hz-freien Tr-Enden terminale (apikale) Schwellungen, die nicht als Vorstufen der Hz-Bildung zu erkennen sind, sonst ausgesprochen selten auf. Gewöhnlich sind in solchen Fällen mehrere Zellen erkennbar vergrößert, so daß manchmal sogar hormocystenartige Gebilde entstehen (vgl. N. V. Kondratyeva 1958, fig. 3, rechts). Solche terminalen (apikalen) Tr-Abschnitte trennen sich leicht vom Tr und scheinen dann als freie Ho ihren Durchmesser bald wieder auf das typische Maß zu reduzieren. Daß terminale Tr-Schwellungen streng auf die Endzelle beschränkt bleiben und diese schließlich zu einem vollständigen tD heranreift, wurde bisher nur und zum ersten Male bei vorliegendem Stamm gefunden. Von einer „Anomalie" im Sinn der oben erwähnten Terminalschwellungen kann hier sicher nicht gesprochen werden, da in den ersten 6 Monaten der Kultur bis zu 40% aller D mit farblich differenzierter Außenhülle sichere tD waren, während auf die gattungstypischen stD durchschnittlich 70% entfielen. In den folgenden Monaten ging der Anteil der tD an der Gesamtzahl der D rasch zurück, jedoch blieben vorerst schwach, aber erkennbar geschwollene Apikalzellen (an Hz-freien Tr-Enden) relativ häufig (20. 2. 1962 auf Grund einer Versuchsreihe mit 7 verschiedenen Substraten: 2—19% aller Tr-Enden, von denen 2—82% eine tHz tragen und 15—95% von nicht differenzierten vegetativen Zellen gebildet werden). Schwellungen der Endzelle, die keine Hz-Bildung vorbereiten, sind in dieser Zeit schwindender D-Bildung deutlich häufiger, wenn die Gesamtzahl aktiver Hz, vor allem infolge höheren N-Angebots, niedrig ist. Aber auch durch schwach toxisch wirkende Dosen von Cu oder Zn wird eine starke Verminderung der Hz-Anzahl bei gleichzeitig steigender Häufigkeit geschwollener Terminalzellen verursacht, die ± kugelförmig sind und > 7 μm ⌀ erreichen können (Abb. 14). — Die normale Entwicklung von tD durchläuft Frühstadien, die von Vorstufen der tHz nicht zu unterscheiden sind.



Abb. 9: *Cylindrospermum muscicola limariense*, typisches Tr mit größerer stD und kleinerer tD. (22. 9. 62, Obj. Neofluar 40/0, 65).

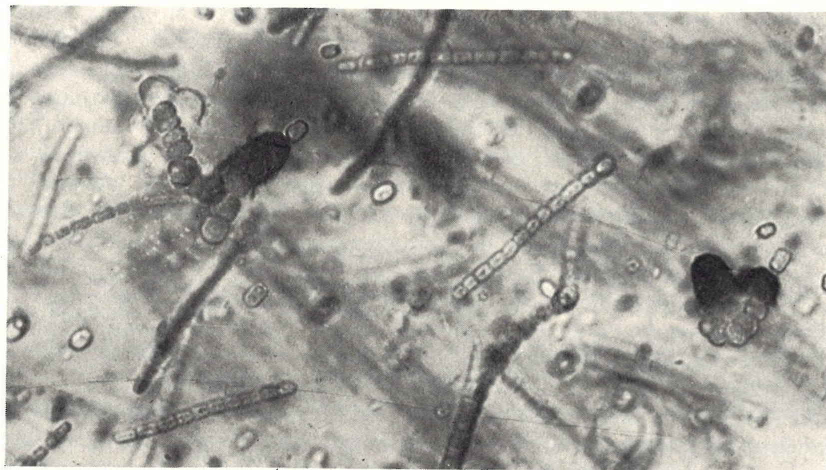


Abb. 12: Die Keimlinge sind bei meist seitlichem, manchmal aber auch terminalen Austritt aus der D-Hülle mehrzellig und meistens beträchtlich dicker als die Tr. Die ∅-Verminderung findet unter deutlicher Streckung der Z unmittelbar nach dem Austritt statt. (11. 1. 63, Obj. Neofluar 40/0,65).

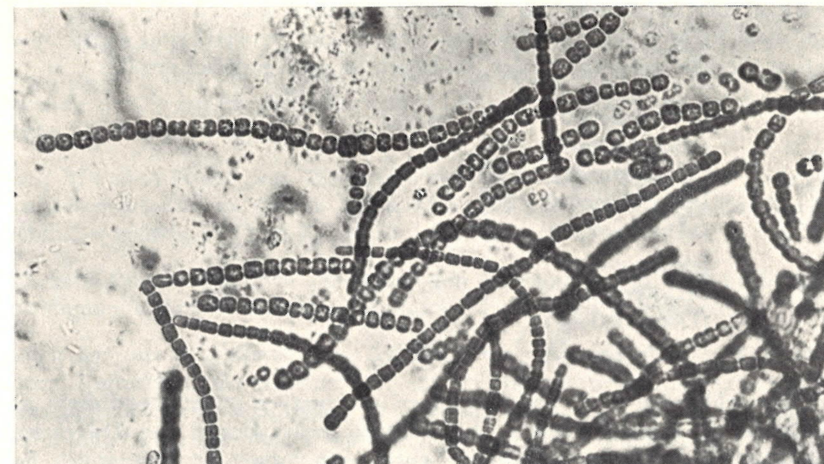


Abb. 14: Bei produktionsmindernden Gaben von $CuSO_4$ (oder einigen anderen Schwermetallen) wird die Bildung von Hz und D gehemmt bzw. ganz unterdrückt, e/e wird kontrastreicher bei blaustichiger Verfärbung, kürzeren Tr und auffällig scharfer Trennung der Einzelzellen (stärker „abgesetzt"). Oft finden sich Tr, die von *Pseudanabaena* oder *Phormidium mucicola* nur infolge des größeren Durchmessers zu unterscheiden sind. (22. 9. 62, Obj. Neofluar 40/0,65, 1 mg $CuSO_4$/1000 ml Substrat).

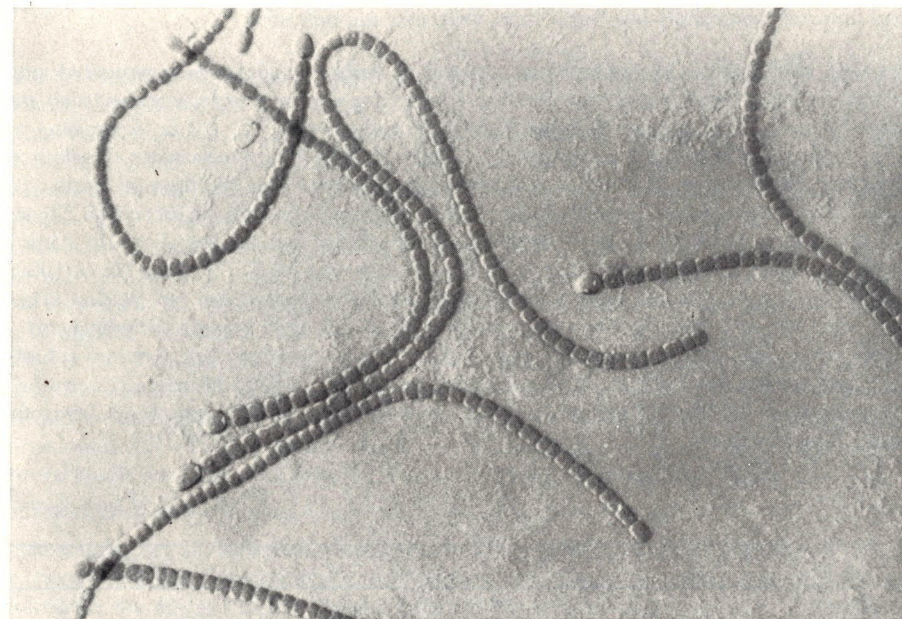


Abb. 15: Einzel-Tr in situ nach fast zehnjähriger Kultur. (6. 5. 69, Obj. Plan 40/0,65 Inko).

Ende 1962, also nach mehr als dreijähriger Kultur, können zwar freie tD in den Kulturen nicht mehr sicher nachgewiesen werden und reife stD sind merklich weniger häufig, aber die Mannigfaltigkeit der Tr-Typen ist noch ziemlich groß:

(ooooooooooo)
(xoooooooooo)
(xooooooooox)
(xDooooooooo)
(xDoooooooDx) } h

(xoooooooooD)
(xDooooooooD)
(Dooooooooooo)
(DoooooooooD) } s

Die in den selteneren Tr-Typen angelegten tD kommen anscheinend nicht mehr zu voller Entwicklung. Darauf deutet auch die relativ große Anzahl von tD-Nekriden hin. — In den folgenden Jahren erlischt bei gutem Wachstum der vegetativen Bestände allmählich auch die Bildung normaler stD, so daß seit etwa Juli 1966 keinerlei D mehr gefunden wurden (Abb. 15). Alle Versuche, die D-Bildung wieder anzuregen, blieben bisher erfolglos. Angewandt wurden u. a. Wechsel der Substratzusammensetzung, Wechsel zwischen Agar- und Wasserkultur, Zugabe von Meerwasser, Bodenextrakten, Spurenelementen, Temperaturwechsel, veränderter Lichtgenuß und UV-Bestrahlung, ohne daß das erstrebte Ergebnis erreicht wurde.

Im derzeitigen Zustand liegt nach einem allmählichen Verarmungsvorgang (ähnlich dem bei den oben behandelten *Nostoc*) ein *Cylindrospermum* vor, das wegen fehlender D unbestimmbar ist. Allmähliche Minderung und schließlicher Verlust der D-Bildung scheint auch bei anderen Vertretern der Gattung im Verlaufe mehrjähriger Kultur vorzukommen, keinesfalls aber alle ihre Vertreter zu betreffen.

Bei den zahlreichen Versuchsreihen, in denen bisher erfolglos eine morphologische Regeneration der beiden hier diskutierten Funde angestrebt wurde, ergaben sich mancherlei Hinweise zur vergleichenden Kennzeichnung von [2.2] (= fa. *limariense*) und [0,23] (= amazonischer *Nostoc*). Gegen UV-Bestrahlung ist erstgenannte deutlich empfindlicher als letztere, die etwas höhere Ansprüche an den Lichtgenuß stellt. [2.2] reagiert auf stärkere oder Dauerbelichtung mit Pigmentschwund, während [0,23] noch keine derartigen Schäden zeigt. UV-Bestrahlung scheint bei beiden die Ho-Aktivität zu steigern. Beide Arten werden durch geringe Gaben von NaCl ($\gtreqless$ 1 mg NaCl/1000 ml Substrat) gefördert, besonders deutlich [0.23]. NaCl hat außerdem bei beiden erkennbaren Einfluß auf die Pigmententwicklung. NaCl-Mangel hemmt anscheinend die Phycocyanentwicklung. — Bis 400 mg NaCl/1000 ml werden von beiden schadlos, jedoch mit starker Einbuße an Wuchsleistung ertragen. In 50% Nordseewasser sterben beide innerhalb weniger Tage ab und gehören damit zur Gruppe der salzempfindlichsten Nostocaceen.

Die La-Farbe wurde bei gut wüchsigen Beständen auf Agar nach BIESALSKI bestimmt:

NL	[0.23]	[2.2]
Zm	23 K (23 : 5.5 : 3)	24 R (24 : 6 : 4.5)
Zm + 500 mg NaCl/1000 ml .	24 K (24 : 5.5 : 3)	24 R (24 : 6 : 4,5)

Nach 2 Monaten zeigt [0.23] auf Zm mit 0.1 mg NaCl/1000 ml die gleiche La-Farbe wie nach 3 Wochen mit 500 mg NaCl: 24 K (24 : 5.5 : 3); der blaugrüne Ton verblaßt also deutlich, wird aber durch junge Vulkanasche von Surtsey (die trotz des Reichtums an Spurenelementen bei Parallelkulturen von [2.2] ohne Wirkung bleibt) deutlich wieder erkennbar: 23 R (23 : 6 : 4.5).

Nach 2 Monaten Kultur auf Zm-Agar ohne NaCl-Zusatz beginnt die Innenzone des [2.2]-La schon deutlich zu gilben: 1,5 K (1.5 : 5.5 : 3), wohingegen der Randbereich noch lebhafter gefärbt ist: 24.5 K (24.5 : 5.5 : 3).

Die Ergebnisse dieser groben Bestimmungen lassen erkennen, daß beide Arten sich in ihren Pigmentsystemen und deren Dynamik beträchtlich unterscheiden.

Wenden wir uns nun wieder dem *Cylindrospermum*-Stamme [2.2] im besonderen zu. Zu seiner Kennzeichnung ergeben die seit 10 Jahren gesammelten Beobachtungen folgendes Bild: Die rein blaugrünen Tr sind bei 3,0—5,0 (—5,5) µm ⌀ und 3—7 µm Zh mäßig lang und auch ohne D nur langsam beweglich (zumeist < 0,1 µm/sec). Sie tragen h an beiden Enden tHz; iHz kommen nicht vor. Die Häufigkeit der Hz und der Grad ihrer Ausbildung werden auffallend stark vom Betrag des verfügbaren N beeinflußt. Auch erhöhtes Angebot an Schwermetallen vermindert die Hz-Anzahl stark (Abb. 14). Unter günstigen Kulturbedingungen erweisen sich die tHz als morphologisch recht variabel, vor allem hinsichtlich ihrer Zh. Eine Beziehung zwischen Hz-Maßen und Reifezustand oder Volumen der angrenzenden stD konnte nicht gefunden werden. Die Maße ausgereifter Hz betragen im Aug. und Sept. 1959 bei n = 327:

	$\bar{X}$, µm	min., µm	max., µm	s, µm	V %
Durchmesser	**5,45**	4,4	7,0	1,41	2,6
Z-Höhe	**7,05**	5,1	10,2	1,02	14,5

Die stD werden stets einzeln angelegt, sind anfangs abgerundet zylindrisch bis ellipsoid geformt, lassen aber bei der Reife, während sich die Außenhülle von braun auf dunkelbraun verfärbt, eine ± ausgeprägte Zunahme des Durchmessers an ihrem Hz-Pol erkennen, so daß sie manchmal fast eiförmig erscheinen können. Ähnliche Formen kommen auch bei anderen Vertretern der Gattung vor, ohne daß sie bisher beachtet wurden. (Die Ursache derart einseitiger Schwellungen liegt vermutlich in der gerade im Hz-Kontakt erkennbaren Verstärkung der D-Wand). — Die Entwicklung der einzelnen D weicht nicht erkennbar von entsprechenden Vorgängen bei anderen Stämmen bzw. Arten ab. Einige stD-Maße sind in Tab. 4 bis 6 enthalten. Sie liegen im Rahmen der Gruppe *C. muscicola* KÜTZ — *C. stagnale* (KÜTZ) BORN. et FLAH., zu der wahrscheinlich auch noch *C. licheniforme* KÜTZ gehört. Dieser Formenschwarm kann anhand der bisherigen systematischen Merkmale taxonomisch nicht widerspruchsfrei aufgegliedert werden. Die dafür beanspruchten D-Maße und Proportionen weisen sich breit überschneidende Variationen auf (Tab. 4 bis 6). Auch im Wuchsrhythmus der D treten beträchtliche Unterschiede auf, die anscheinend eher die Population als ein Taxon kennzeichnen (Tab. 5 und 6).

Merkmale der D-Außenhülle können vorläufig gleichfalls kaum benutzt werden, um die taxonomischen Unklarheiten zu beheben, da Färbung, Dicke und Oberflächenstrukturen der D-Hülle sich sowohl nach Ablösung der reifen D noch verändern, als auch von ökologischen Faktoren beeinflußt werden.

Was sich hier bei einer verhältnismäßigen Reichhaltigkeit an taxonomisch überbeanspruchten Merkmalen zeigt, scheint sich in dem merkmalärmeren Formenschwarm *Phormidium autumnale* (AG.) GOM. — *Ph. uncinatum* GOM. und *Ph. favosum* (BORY) GOM. sinngemäß zu wiederholen. Auch hier bleibt die systematische Aufgliederung höchst fragwürdig, zumal sich aus natürlichen Populationen in der Regel sogar ± deutlich unterschiedene, aber taxonomisch nicht sicher trennbare Klone isolieren lassen. — Auch *Oscillatoria rubescens* D. C. scheint zusammen mit *O. prolifica* (GREV.) GOM. und vielleicht auch *O. agardhii* GOM. einen ähnlichen Formenschwarm zu bezeichnen (vgl. M.-L. MEFFERT u. G. H. SCHWABE).

Angesichts dieser mindestens bei Hormogonalen bestehenden Problematik wird die hier behandelte fa. *limariense* vorerst dem Formenschwarm *C. muscicola — stagnale* zugeordnet. Die glatte bis fein punktierte Außenhülle beginnt schon frühzeitig sich über gelb und braun bis violettbraun oder fast braunschwarz zu verfärben, bleibt aber auch bei aus dem Tr-Verband gelösten stD, verglichen mit anderen Arten, gewöhnlich verhältnismäßig dünn. Nach Lösung aus dem Tr-Verbande, also an freien D, finden noch erhebliche Formveränderungen statt, auf die schon früher bei anderen Vertretern der Gattung (SCHWABE 1947, S. 29 u. 1962, S. 510f) hingewiesen wurde. Dabei pflegt sich die Längsachse zu verkürzen, wohingegen sich der Durchmesser bei gleichzeitiger Verdickung der braunen Mantelschicht vergrößert. Die freie D verändert also ihre Gestalt, wie bei den meisten anderen Cylindrospermen, in Richtung auf die Kugelform hin, die jedoch nur in seltenen Ausnahmefällen erreicht wird.

Verglichen mit dem anscheinend nahe verwandten Stamm vom gleichen Standort (Tab. 4—6 Nr. XXI) und den meisten anderen Funden erfolgt die D-Bildung im ganzen eher zögernd und weniger rhythmisch. Die Entwicklung der stets weniger häufigen tD beginnt frühestens, nachdem am Gegenpol eine schon sicher erkennbare stD angelegt ist. Die im Vergleich mit der zugehörigen stD stets kleineren und mit einer dünneren Hülle ausgestatteten tD sind ellipsoid bis abgerundet zylindrisch, aber niemals erkennbar asymetrisch („angedeutet eiförmig"). Zum Unterschied von stD sind Kugelformen bei tD, vor allem nach Lösung aus dem Tr-Verband, nicht selten.

Nach Ablösung einer reifen stD kann am neuen Tr-Ende in seltenen Ausnahmefällen eine zweite tD entstehen, so daß der höchst ungewöhnliche Fall einer D-Entwicklung in einem Hz-losen Tr eintritt. Zweimal wurden auch Hz-lose Tr gefunden die noch unreife, interkalare D vom tD-Typ enthielten. Die Fähigkeit zur tD-Bildung, die ursprünglich stets einen stD-Ansatz mit tHz am Gegenpol voraussetzt, scheint also mit Ablösung der tHz (gewöhnlich zusammen mit der zugehörigen stD) nicht sofort zu erlöschen, sondern einige Zeit nachzuwirken. Während das Verhältnis Lg/ ⌀ bei den stD gut mit dem bei anderen, ähnlichen Stämmen übereinstimmt (Tab. 4), sind die tD erheblich kürzer (Tab. 7, Abb. 17). Gerade in dieser Hinsicht ungewöhnlich erscheint in Tab. 7 die Probe c, indem sie in ihrer geringen Lg geradezu tD vortäuschen könnte. Diese Probe wurde aus dem Mittelfeld des gleichen Bestands entnommen, aus dessen Randzone Probe d stammt. Beide Stichproben entstammen also ein und demselben Klon. Zwischen den stD von c und denen von d besteht nur ein Altersunterschied von höchstens 4 Wochen. Die statistisch auffallende Ähnlichkeit der stD von c mit den tD von a, j und l (bzw. ihre Abweichung von allen anderen stD-Proben) beruht wahrscheinlich auf der eben erwähnten Kontraktion der bei Ablösung von Tr schlankeren D bei gleichzeitiger Verdickung (Quellung?) der Außenhülle. Eine nähere Analyse anhand dieses Materials ist nicht möglich. — Auffallend kurze stD mit ⌀/Lg < 1,5 wurde in El Salvador gefunden. Auf diese Formen traf übrigens die Beschreibung von *C. muscicola* recht genau zu (vgl. SCHWABE 1962).

Tabelle 4: Maße und statistische Daten der reifen D von *Cylindrospermum*-Populationen verschiedener Herkunft. Unter XXIII sind die Werte für die stD der hier behandelten fa. *limariense* aufgeführt. Die römischen Zahlen entsprechen wie auch in den beiden folgenden Tabellen den jeweiligen Meßreihen; a gibt die Schwankungsbreite der jeweiligen Wertreihen an. Kursiv sind absolute Minimalwerte und Maximalwerte hervorgehoben. — Alle in dieser und den beiden folgenden Tabellen behandelten Populationen gehören zu dem Formenkreis *C. mnscicola — C. stagnale*, dessen taxonomische Aufgliederung mit den bisher üblichen systematischen Merkmalen nicht möglich ist.

			D-⌀				D-Lg				
Nr.	Herkunft	n	a,µm	X̄,µm	s,µm	V%	a,µm	X̄,µm	s,µm	V%	Lg/⌀
II	Tsingtau	310	9.4—**15.0**	**12.6**	1.2	9.5	*13.1*—31.8	23.6	2.8	11.9	1.9
IV	Tsingtau	110	9.4—14.0	11.7	1.2	9.6	16.8—28.1	22.8	2.5	11.0	1.9
VII	Taipeh	130	9.4—14.0	11.9	1.0	8.6	16.8—31.8	25.4	3.2	12.7	2.2
IX	Taipeh	220	*7.5*—**15.0**	11.7	1.3	**11.4**	15.0—30.0	21.7	2.9	13.3	1.9
XI	Taipeh	125	9.6—13.4	11.4	0.8	6.8	**21.8—35.8**	**28.3**	2.7	9.4	2.5
XII	Taipeh	110	**10.2**—14.7	12.5	0.7	*5.3*	19.2—32.0	26.3	2.4	9.3	2.1
XV	Taipeh	150	8.3—12.8	10.3	1.0	9.8	19.2—30.7	25.0	2.5	10.0	2.5
XVII	Plön	102	9.0—14.7	12.3	1.2	9.3	17.9—**35.8**	27.0	3.4	12.5	2.2
XIX	Plön	52	9.0—12.2	10.4	0.8	7.4	15.3—28.1	22.2	2.9	**15.7**	2.1
XXI	Fray Jorge	101	9.0—14.1	11.5	0.9	8.1	18.2—27.2	22.3	2.1	9.4	1.9
XXIII	Fray Jorge	235	7.7—12.2	10.0	0.9	8.8	14.1—26.9	21.9	2.4	10.9	2.2
XXV	Pellaifa	53	*7.5—10.5*	*9.1*	0.6	6.6	15.0—*25.5*	21.4	2.1	9.8	2.4
XXVI	Magallanes	66	8.2—13.5	10.9	0.7	6.0	16.5—*25.5*	*20.9*	1.9	9.3	1.9

Tabelle 5: Korrelationstafel der stD-⌀-Mittelwerte in Längenklassen (1. Säule) in µm. Die **fettgedruckten** Reihen beziehen sich auf reife, aus dem Tr-Verbande gelöste D. Die Säulen XXII und XXIII beziehen sich auf stD der hier behandelten fa. *limariense*.

Kl. Lg, µm	I	Tsingtau II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Taipeh/Taiwan IX	X	XI	XII	XIII
5.1													
5.6	4.7				4.3								
6.4													5.1
7.5	4.9		5.6		4.7	4.7		4.7					
7.7													5.1
9.0													5.1
9.4	5.4				4.9	4.7		4.7					
10.2										5.1			5.1
11.2	5.6		5.6		5.1	5.1		4.8					
11.5										5.8			5.1
12.8										5.6			5.3
13.1	6.5	**9.4**	5.8		5.2	6.0		5.4					
14.1										6.4			5.8
15.0	7.5	**11.5**	6.4		5.8	7.1		6.8	**8.1**				
15.4										6.3			6.0
16.6										6.7			6.1
16.8	9.0	**10.5**	7.5	**10.5**	6.4	7.9	**9.9**	8.4	**9.6**				
17.9										7.4			6.9
18.7	9.9	**11.8**	8.4	**10.1**	6.7	8.6	**11.2**	9.7	**10.6**				
19.2										7.8		**10.2**	7.1
20.5										8.4		**12.8**	8.1
20.6	11.0	**11.8**	9.4	**11.2**	7.5	9.7	**10.6**	11.1	**11.3**				
21.8										9.9	**9.6**	**12.5**	8.6
22.5	11.4	**12.4**	10.5	**11.6**	7.5	9.9	**11.0**	11.7	**12.0**				
23.0										9.6	**10.4**	**12.5**	9.2
24.3	13.5	**12.9**		**12.3**			**11.6**		**12.8**	9.6	**10.7**	**12.2**	9.2
25.6										10.0	**11.0**	**12.2**	9.4
26.2		**13.0**	9.4	**12.7**			**12.1**		**12.5**				
26.9										10.9	**11.3**	**12.6**	9.6
28.1		**13.3**		**12.2**			**12.7**		**12.2**				
28.2										10.7	**11.6**	**12.5**	
29.4											**11.6**	**13.0**	
30.0		**14.9**					**12.9**		**14.0**				
30.7											**11.6**	**12.4**	
31.8		**13.1**					**13.1**						
32.0											**11.9**	**14.7**	
33.3											**11.5**		
34.6											**11.8**		
35.8											**12.8**		
n	390	310	104	110	185	185	130	210	220	110	125	110	160

— Die unterschiedlichen Klassengrößen ergeben sich aus den unterschiedlichen Okularmaßstäben, die benutzt wurden (I—IX: 1,87 µm; X—XXVI: 1,28 µm). — Weiteres vgl. vorige Tabelle.

Kl. Lg, µm	XIV	XV	XVI	Plön XVII	XVIII	XIX	XX	XXI	Fray Jorge XXII	XXIII	Chile XXIV	Süden XXV	XXVI
5.1							4.5		5.1				
5.6											4.5		
6.4	4.5						4.5		5.1				
7.5											4.8		
7.7	4.5		5.2		5.1		4.8		5.4				
9.0	4.7						5.0		5.6		4.4		
10.2	4.7		5.7		5.1		5.1		5.7		4.5		
11.5	5.1						5.5		5.3		5.3		
12.8	5.5		6.1		6.0		5.5		5.5				
13.1											5.0		
14.1	5.5						5.7		5.7	**9.0**			
15.0											5.7	**8.2**	
15.4	6.5		7.0		6.4	**9.6**	6.4		5.9	**8.7**			
16.6	6.8						7.4		7.1	**9.0**	6.8	**9.0**	**9.0**
17.9	7.3		7.9	**10.6**	7.3	**9.5**	8.2	**10.9**	7.1	**9.5**	7.2	**8.7**	**10.0**
19.2	7.5	**8.6**					9.3	**10.8**	8.1	**9.4**	8.4	**9.1**	**10.8**
20.5	8.2	**9.3**	8.4	**12.0**	10.2	**10.1**	10.1	**11.2**	8.0	**9.8**			
20.6											8.0	**9.4**	**11.3**
21.8	8.8	**9.8**					9.8	**11.9**	8.5	**10.2**			
22.5											8.3	**9.2**	**11.0**
23.0	9.1	**9.9**	9.7	**11.6**	10.2	**10.7**	9.6	**11.5**	9.6	**9.9**			
24.3	9.7	**9.9**						**11.9**		**10.5**		**9.2**	**11.3**
25.6	9.9	**10.4**	9.8	**12.5**	10.9	**10.7**	9.9	**12.2**		**10.4**		**8.2**	**11.3**
26.9	10.2	**10.9**						**11.9**		**10.9**			
28.2		**11.1**	10.1	**12.2**		**11.0**							
29.4		**11.4**											
30.7		**11.2**		**12.5**									
33.3			12.2	**13.0**									
35.8				**14.1**									
n	100	150	123	102	30	52	155	101	110	235	57	53	66

Tabelle 6: Korrelationstafel der stD-Lg-Mittelwerte in ⌀-Klassen (1. Säule) in µm.

Kl. ⌀, µm	Tsingtau I	II	III	IV	Taipeh/Taiwan V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
3.7					5.8								
4.5													
4.7	8.0				8.5	11.6		11.8					
5.1										12.2			11,1
5.6	11.5		12.9		13.7	14.4		14.0					
5.8										14.3			15.1
6.4										17.2			17.7
6.6	14.1		15.8		17.2	15.7		15.4					
7.0										18.4			18.9
7.5	15.5		17.4		19.3	16.4		16.0	15.0				
7.7										19.5			20.0
8.3										20.9			21.0
8.4	16.2		18.8			16.9		16.5	16.5				
9.0										22.7			22.9
9.4	18.4	**18.4**	20.0	**20.0**		18.4	**18.7**	17.7	**18.1**				
9.6										25.2	**24.3**		24.0
10.2										23.6	**25.9**	**24.9**	24.3
10.3	18.8	**20.1**	20.8	**21.0**		19.8	**22.3**	18.1	**20.2**				
10.9										23.5	**27.3**	**24.9**	
11.2	19.9	**21.7**	21.5	**22.8**		20.6	**23.2**	19.2	**21.2**				
11.5										25.4	**28.9**	**25.3**	
12.2	20.8	**23.2**		**23.3**			**26.6**	21.0	**22.2**	27.5	**29.8**	**25.7**	
12.8										26.9	**29.6**	**26.9**	
13.1	20.8	**24.7**		**24.4**			**27.9**		**23.6**				
13.4											**28.1**	**26.9**	
14.0	22.4	**24.9**		**27.1**			**29.3**		**24.3**				
14.1												**26.9**	
14.7												**32.0**	
15.0		**24.7**							**27.1**				
n	390	310	104	110	185	185	130	210	220	110	125	110	160

Weiteres vgl. vorige Tabelle.

Kl. ⌀, µm	XIV	XV	Plön XVI	XVII	XVIII	XIX	Fray Jorge XX	XXI	XXII	XXIII	Chile Süden XXIV	XXV	XXVI
3.7											9.0		
4.5	9.0						9.3				10.5		
4.7													
5.1	12.4		8.4		10.4		12.4		10.8		12.0		
5.6													
5.8	15.2		12.5		15.3		13.9						
6.4	16.4		16.9		14.8		15.7		15.2				
6.6													
7.0	18.3		17.5		17.0		18.3		17.9		19.2		
7.5											17.9	**22.5**	
7.7	19.1		20.2		19.1		18.9		19.6	**19.8**			
8.3	19.8	**21.5**	21.3		17.0		19.1		19.6	**19.4**	19.3	**20.6**	**18.0**
8.4													
9.0	23.0	**23.2**	20.0	**23.0**		**28.3**	19.4	**20.8**	19.8	**20.4**	19.4	**21.6**	**18.4**
9.4													
9.6	23.7	**23.8**	23.5	**20.4**		**19.7**	20.0	**19.5**	20.9	**22.0**	22.4	**22.0**	**19.8**
10.2	23.8	**24.9**	24.2	**26.0**	22.1	**22.5**	20.3	**21.8**	22.1	**22.4**			
10.3												**21.0**	**21.4**
10.9	24.3	**26.2**	25.2	**26.4**	25.5	**23.6**	19.5	**21.4**		**23.2**			
11.2													**21.4**
11.5	25.6	**27.0**	23.4	**26.9**		**25.5**	20.2	**22.1**		**23.4**			
12.2		**27.0**	33.2	**26.0**		**23.0**	23.0	**23.5**		**21.8**			**20.9**
12.8		**27.8**		**21.4**				**23.5**					**20.5**
13.1													
13.4				**28.3**				**24.2**					**21.0**
14.0													
14.1				**30.0**				**22.1**					
14.7				**29.4**									
15.0													
n	100	150	123	102	30	52	155	101	110	235	57	53	66

Tabelle 7: Statistische Daten zur Kennzeichnung von subterminalen (st) und terminalen (t) D. Alle auf tD bezogenen Werte sind durch *Kursivdruck*, alle arithmetischen Mittelwerte durch **Fettdruck** hervorgehoben. Die ersten 6 Proben (a—f) vergleichen Meßreihen reifer, freier D; a und b entstammen der gleichen Kultur, in der stD etwa dreimal so häufig sind wie tD. Ebenfalls ein und derselben Kultur entsprechen die Zeilen c, d und n, wobei die älteren Bereiche in der Bestandsmitte (c) mit den peripheren Zonen der D-Entwicklung (d und n) verglichen werden. Der Probe e liegt eine gleichzeitig mit vorigen angesetzte Vergleichskultur zugrunde, die statt der gewöhnlich benutzten Zm-Nährlösung (c, d) in 0,5% Agar, 0,1% Harn und 1% Nordseewasser enthält. Die D-Entwicklung ist hier verzögert, sodaß die jungen freien D noch stark den im Tr reifenden (Zeile d) ähneln. Die Zeilen g bis m beruhen auf Meßreihen, die nur nach der D-Hüllenfärbung (farblos, gelb, braun, dunkelbraun), die dem Reifezustand der D entspricht, aufgegliedert sind. In diesen Meßreihen wurde nur eine tD mit dunkelbrauner Hülle (11,5 µm × 18,0 µm) gefunden, die frei war. Die große Mehrzahl der in g bis m enthaltenen D befand sich noch im Tr-Verbande. Wie wenig in diesem Fall die D-Gestalt vom Nährboden beeinflußt wird, belegen Vergleiche der Meßreihen d und e und n und o. — (Näheres über die ungewöhnlichen Werte der Probe c siehe Text, S. 372).

Kulturbedingungen:

a, b, g—m: 0,5% Agar mit Brunnenwasser, ohne und mit 0,5% Harn; 2 Monate Labor
c, d, n: 0,5% Agar + Zm; 2 Monate Kulturenraum
e, o: 0,5% Agar + 0,1% Harn + 1% Nordseewasser, 2 Monate Kulturenraum
f: 0,5% Agar + Zm + 0,1% Erdabkochung; 1 Monat Kulturenraum

D-Typ	Probe	n	Lg, µm	s, µm	V %	min.	max.	∅, µm	s, µm	V %	min.	max.	Lg/∅
tD	a *28. 8.—11. 9. 59* . . .	*142*	***13,69***	*± 2,11*	*15,4*	*8,0*	*14,0*	***8,85***	*± 1,12*	*12,7*	*6,0*	*9,0*	*1,5*
stD	b 28. 8.—11. 9. 59 . . .	252	**22,07**	± 2,21	9,6	14,0	21,0	**10,00**	± 0,92	9,2	6,0	9,0	2,0
stD	c 16./17. 2. 62	120	**14,26**	± 1,38	9,7	9,0	18,0	**10,43**	± 1,14	10,9	8,5	13,0	1,4
stD	d 17. 2. 62	120	**19,90**	± 1,60	8,1	17,0	25,0	**8,33**	± 0,36	4,4	8,0	10,5	2,3
stD	e 19. 2. 62	100	**19,02**	± 1,21	6,4	17,0	22,0	**8,70**	± 0,49	5,6	8,0	10,0	2,0
stD	f 14. 6. 62	140	**19,71**	± 3,14	15,9	13,5	27,5	**9,00**	± 0,82	9,1	7,5	11,0	2,2
stD	g 28. 8.—11. 9. 59 farbl.	84	**14,40**	± 4,50	31,2	6,4	21,8	**6,24**	± 1,04	16,7	5,1	9,0	2,3
tD	h *28. 8.—11. 9. 59 farbl.*	*48*	***10,23***	*± 1,93*	*18,9*	*6,4*	*14,1*	***6,93***	*± 1,15*	*16,3*	*5,1*	*9,0*	*1,5*
stD	i 28. 8.—11. 9. 59 gelb .	60	**20,25**	± 2,05	10,1	16,6	26,9	**9,42**	± 1,00	10,6	7,0	11,5	2,2
tD	j *28. 8.—11. 9. 59 gelb* .	*114*	***13,10***	*± 1,90*	*14,5*	*8,9*	*17,9*	***8,55***	*± 0,86*	*10,0*	*7,0*	*10,2*	*1,5*
stD	k 28. 8.—11. 9. 59 braun	117	**21,96**	± 2,16	9,8	17,9	26,9	**10,02**	± 0,86	8,6	7,7	11,5	2,2
tD	l *28. 8.—11. 9. 59 braun*	*29*	***15,69***	*± 1,74*	*11,1*	*11,5*	*17,9*	***9,75***	*± 0,86*	*8,8*	*8,3*	*11,5*	*1,6*
stD	m 28. 8.—11. 9. 59 d. braun	78	**23,20**	± 1,96	8,4	19,2	26,9	**10,37**	± 0,76	7,3	9,0	11,5	2,2
stD	n 18. 2. 62 Rand . . .	100	**15,18**	± 4,14	27,2	5,0	23,0	**6,54**	± 1,34	20,4	4,0	9,5	2,3
stD	o 19. 2. 62	180	**14,87**	± 2,45	16,5	7,0	23,0	**6,41**	± 1,43	22,2	4,0	9,0	2,3

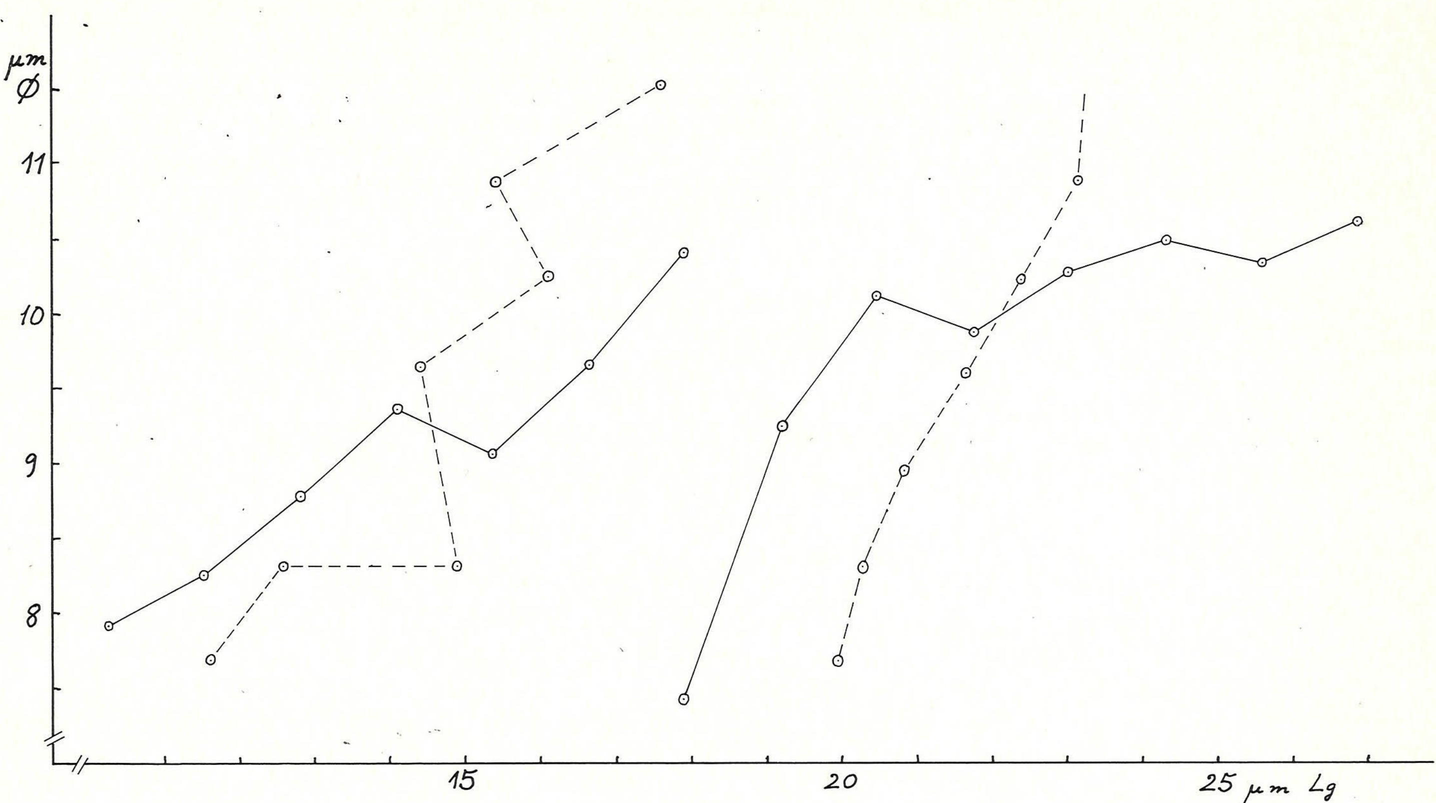


Abb. 16: Reife D beider Typen (Hülle gelb bis dunkelbraun): Korrelation zwischen ∅ und Zh (= Lg). Die stets viel häufigeren stD (n = 252) sind beträchtlich länger und durchschnittlich etwas dicker als die tD (n = 142). Die zugrunde liegenden Meßwerte wurden zwischen 28. 8. und 11. 9. 1959 gesammelt.

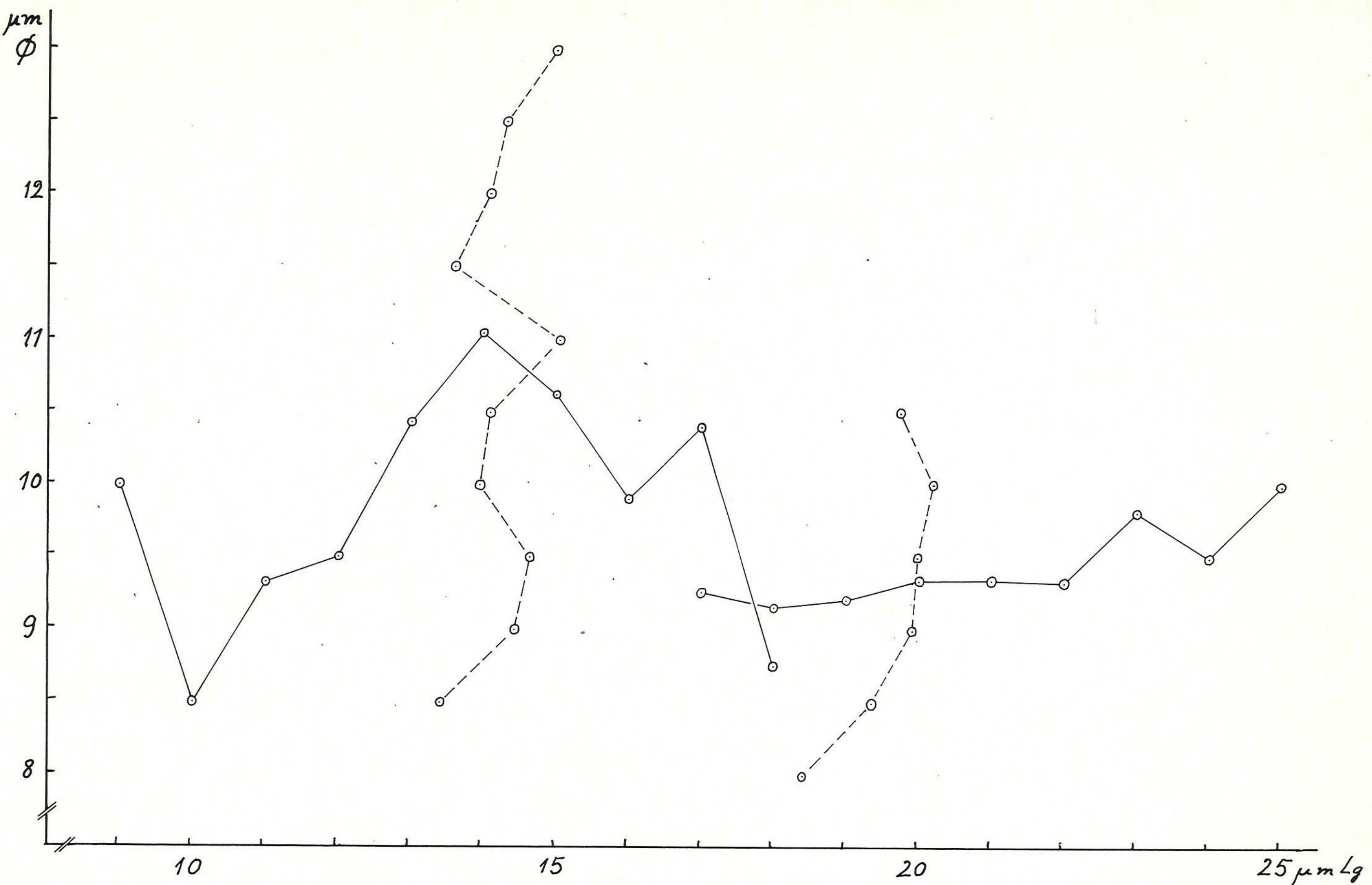


Abb. 17: Eine sichere Trennung beider D-Typen ist auch nach Lösung aus dem Tr-Verband durchaus möglich, erfordert aber genaue Beachtung der entwicklungsmechanischen und morphologischen Unterschiede beider, da die Variabilität der stD beträchtlich sein kann. In der gleichen Kultur (Klon! Ansatz 13. 12. 61 in Zm-Agar) wurde am 16.—17. 2. 62 eine Probe aus dem Zentralfeld des Lagers (links ältere Bestände, n = 120) einer aus Randzone (rechts jüngere Bestände, n = 120) gegenübergestellt. Vergleichbare Unterschiede treten bei vielen anderen *Cylindrospermum*-Stämmen auf, weil die anfangs gestreckte D sich nach Lösung vom Tr verkürzt und dabei dicker wird. Die Gestalt der freien stD nähert sich mit dieser Kontraktion bei erheblich größerem Volumen und derber Wand der tD-Gestalt.

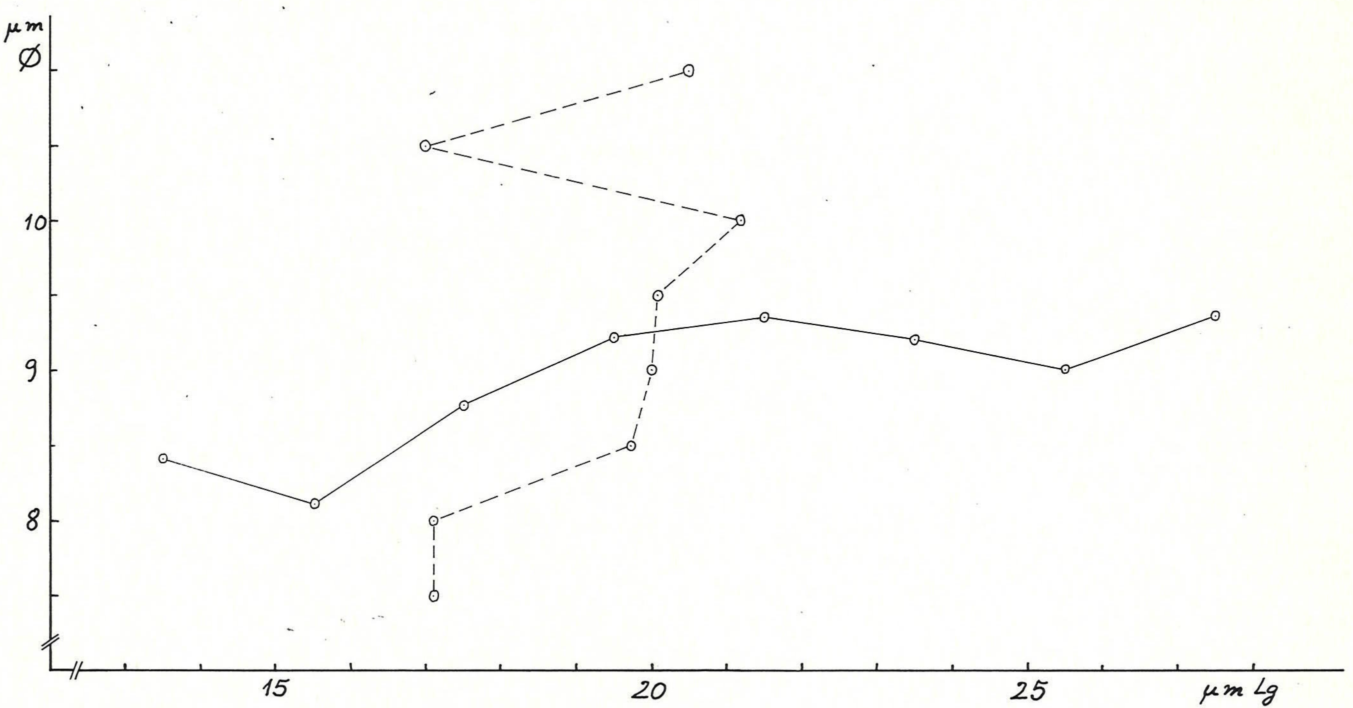


Abb. 18a: Bei etwas größerer Schwankungsbreite ist die hier dargestellte Probe (n = 140, 14. 6. 62, Kultur 18. 5. 62 Zm-Agar mit Erdabk.) fast identisch mit der Probe J in Abb. 9.

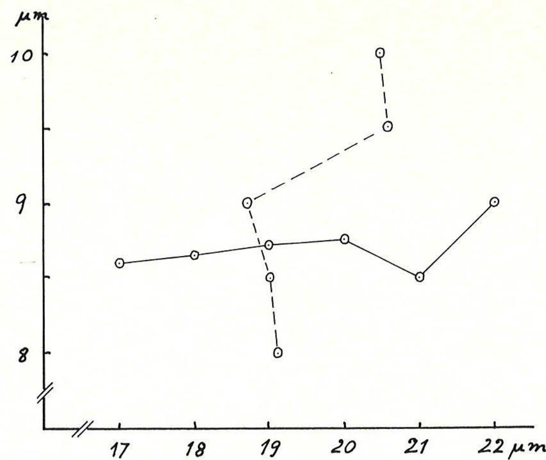


Abb. 18b: Dagegen weist der gleiche Klon am 19. 2. 62 deutlich kleinere D auf (n = 100, Kultur 15. 12. 61, 0,1% Harnagar und 1% Nordseewasser).

Die Häufigkeit der tD nimmt sowohl im Verhältnis zu den stD wie hinsichtlich ihrer absoluten Werte schon im Verlaufe einer zweijährigen Kultur stark ab, ohne daß die Wüchsigkeit der Bestände erkennbar geschwächt ist. Nach 30 monatiger Haltung (Anfang 1962) treten nur noch ausnahmsweise geschwollene Apikalzellen auf, die nicht mehr zu tD heranreifen. Zur gleichen Zeit hat sich die Produktion von stD erheblich vermindert und deren Volumen verringert. Innerhalb der gleichen Kultur (Abb. 17) erweisen sich die jungen, in Randzonen des La gebildeten stD bei ähnlichen Mittelwerten der Länge als deutlich schlanker. Auf Kosten hoher Werte ist die Schwankungsbreite der ⌀-Werte stark geschrumpft. In den folgenden Jahren hört die D-Bildung völlig auf, so daß seit 1966 überhaupt keine D mehr gefunden werden. Hz treten nach wie vor in großer Zahl und oft an beiden Enden auf, erscheinen aber nur wenig von vegetativen Tr-Zellen verschieden (kaum verdickte Membran, homogener Z-Inhalt bleibt grünlich).

In älteren Beständen finden sich stets große Mengen abgestoßener toter Hz. Die Anzahl der lebenden Hz wird bei N-Mangel im Substrat vermehrt. Weitgehend unabhängig von diesem Faktor scheint die Häufigkeit von Hz — und deshalb von Tr des Typs (xooooooooox) — im Bestandsinnern gewöhnlich größer zu sein als am Rande, wo der polar gerichtete Tr-Typ (xoooooo) relativ häufiger auftritt.

Obwohl sich im Laufe mehrjähriger Kultur mikromorphologische Veränderungen zeigen, die als Verarmung bezeichnet werden müssen und bisher nicht reversibel sind, werden auffallende Eigenarten der Verbandsbildung, die schon mit bloßem Auge erkennbar sind, unverändert über ein Jahrzehnt beibehalten. Wüchsige Bestände entwickeln stets die kennzeichnenden Aggregationsformen (Abb. 20—21), wohingegen bei schwächeren Entfaltungen nur untypische Formationen aufzutreten pflegen, d. h. auf Agar schleimig-häutige, nicht oder höchstens 1 mm aufgewölbte La mit unscharf-fransigem Rand und in WK unregelmäßige schleimige Flocken, die nicht oder kaum an der

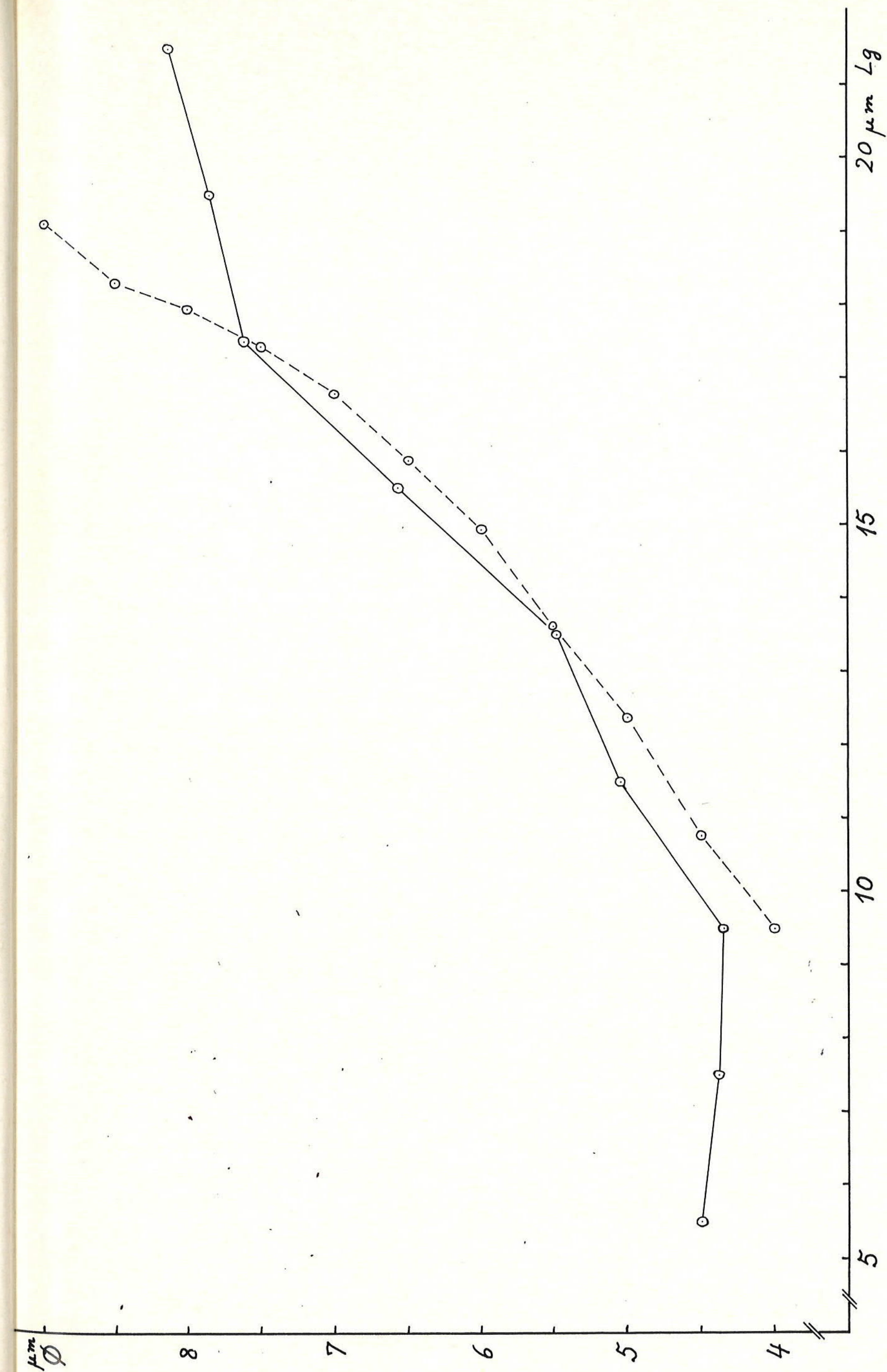


Abb. 19: Die Entwicklung der stD im Tr folgt den gleichen Regeln wie bei anderen Arten und Funden der Gattung. Wie das hier vorgelegte Material (n = 280, 18.—19. 2. 62; gleiche Kultur wie Abb. 17) deutlich zeigt, findet erst eine Streckung auf etwa 10—12 µm statt, ehe ein ⌀-Zuwachs erkennbar wird. Unter den hier gegebenen günstigen Wuchsbedingungen ist die Korrelation zwischen ⌀ und Zh (= Lg) zwischen 4,5 und 8 µm ⌀ und 10 und 17 µm Lg sehr eng.

Gefäßwand verankert sind. In Suspension verharrende, also typisch planktische Formationen wurden weder bei vorliegendem Stamm noch bei irgend einem anderen Vertreter der Gattung *Cylindrospermum* gefunden.

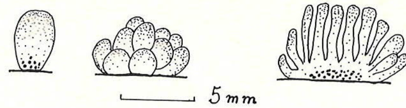


Abb. 21: In WK, also untergetaucht, entstehende Verbandsformen (schematisch). Reife freie D (grobe Punktierung) reichern sich im unteren Teile der La an, wohingegen vegetative Tr sich bevorzugt in den oberen und peripheren Zonen dicht zusammendrängen, wobei das Lichtgefälle maßgeblich mitzusprechen scheint. Der La-Körper selbst besteht aus einer weichen farblosen Gallerte. Die La-Form wird u. a. durch die Zusammensetzung des Substrats beeinflußt. Die morphologische und strukturelle Verwandtschaft mit den in Abb. 20a bis 20c dargestellten Formationen ist deutlich.

Unter günstigen Bedingungen wurden zumeist Formationen entwickelt, die schon mit bloßem Auge örtliche Verdichtungen des Bestands in regelhafter Anordnung erkennen lassen. Auf Agar entstehen im Größenbereich von 30—50 µm solche Verdichtungen, indem sich Strähnen von ungedrallten, parallel gelagerten Tr (Abb. 20a—c) treffen oder schneiden und in der Durchdringungszone, ineinander verknäult, anscheinend intensiver wachsen. Solche Verdichtungsflecke heben sich deshalb bis zu 1 mm über die Agaroberfläche und fließen bei weiterer Entwicklung zusammen. Das so entstehende weichschleimig-häutige und gleichförmig glatte Mittelfeld des La ist daher von einem Saum solcher Verdichtungsinseln umgeben. Die Größe dieser Inseln, die bei ⌀ zwischen etwa 30 µm und 2000 µm sämtlich durch ein Netz von auf der Agaroberfläche liegenden Tr-Strähnen miteinander verbunden sind, nimmt mit Entfernung von der La-Mitte regelhaft ab (Abb. 20a). In WK, also innerhalb eines Wasserkörpers, treten die gleichen morphologischen Tendenzen in räumlichen La-Bildungen noch eindrucksvoller hervor (Abb. 21).

Die auffallenden steleoiden Formationen, die nur schwach am Glasboden verankert sind, erinnern einerseits an La von *Wollea* und andererseits noch mehr an den von L. Canabaeus (1929, S. 39) als *Anabaena steloides* beschriebenen Fund, den L. Geitler (1932, S. 877) wohl mit Recht als var. *steloides* zu *Anabaena variabilis* Kütz stellt.

Vorliegendes *Cylindrospermum* bildet nicht nur morphologisch ähnliche steleoide Aggregationen, die jedoch keinen inneren Hohlraum erkennen lassen, sondern zeigt gleichfalls eine verdichtete Ansammlung wüchsiger Tr im oberen Teile der Säulen (bei Lichteinfall von oben), wohingegen sich die D am Lagergrunde anreichern. Auch die Größe dieser Gebilde liegt bei beiden Arten im gleichen Bereich. Vergleichbare La-Bildungen treten gelegentlich bei *Nostoc*-Arten auf, worüber an anderer Stelle berichtet werden soll.

Zusammenfassung

1. Die beiden zwischen Moosen am Boden gedeihenden Vertreter der Nostocaceen, über die berichtet wird, stammen von biogeographisch und ökologisch isolierten Standorten:

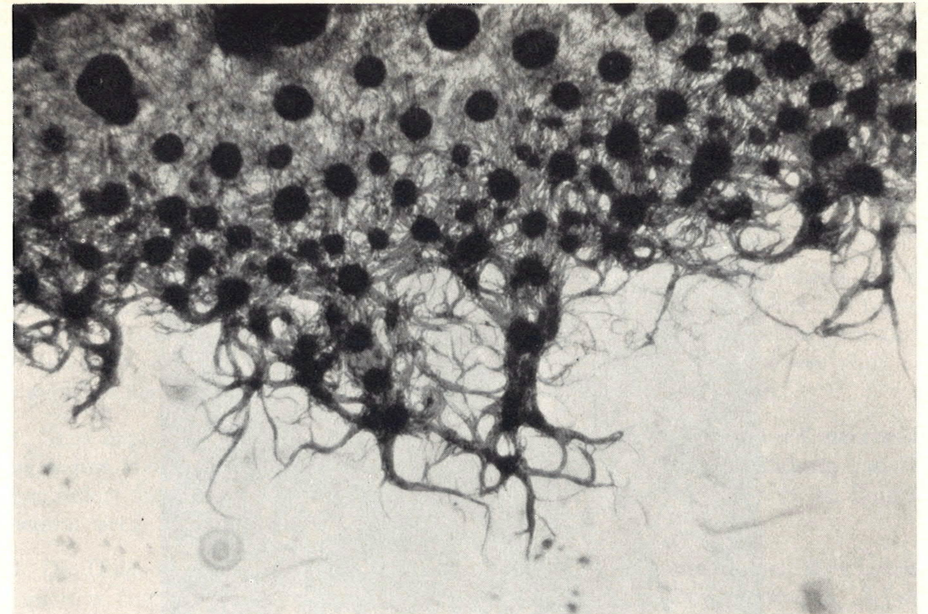


Abb. 20a: Bestandsrand in situ mit ausgeprägten Ballungen (= steleoide Erhebungen) auf Agar (26. 1. 66, Obj. Plan 1/0,04).

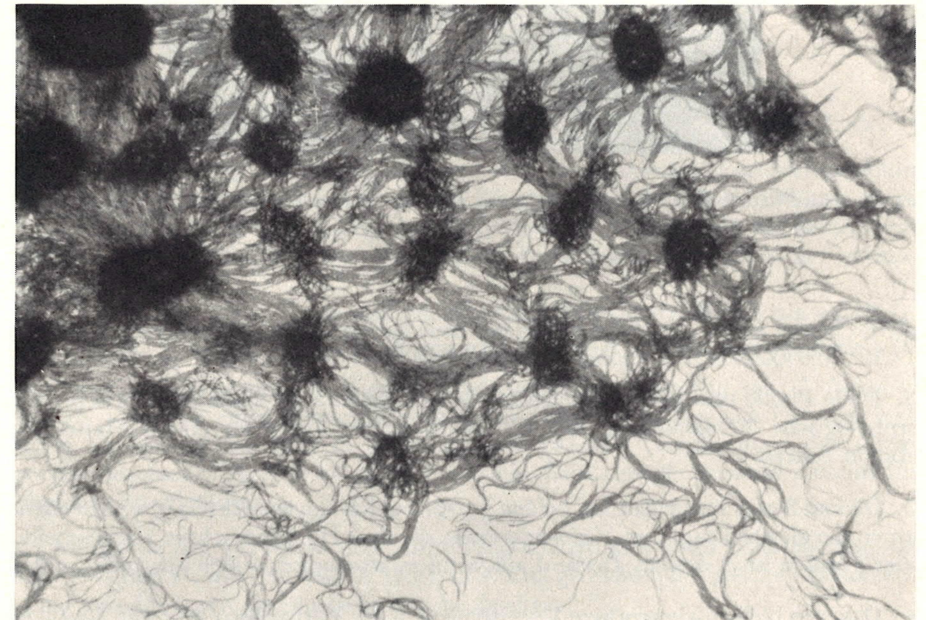


Abb. 20b: Die gleiche Erscheinung in situ. Die einzelnen Tr sind schon gut erkennbar (26. 1. 66, Obj. Plan 2.5/0,08).



Abb. 20c: Eine einzelne steleoide Aufwölbung, die unscharf erscheint, in situ. (26. 1. 66, Obj. Neofluar 16/0,40).

a) *Nostoc* aus dem Karbonbezirk des Amazonasbeckens

b) *Cylindrospermum* aus den Reliktwäldern von Fray Jorge/Chile.

2. Beide Funde sind leicht kultivierbar, zeigen dabei aber allmählich fortschreitende morphologische Verarmungen, die im Laufe einiger Jahre zu einem Status hoher Stabilität führen.

3. Diesem Status entspricht bei beiden (ursprünglich unverwechselbar verschiedenen) Formen die gleiche Diagnose: „*Cylindrospermum* sp. ohne D". Eine sichere Unterscheidung beider Formen ist in diesem Zustand aufgrund mikroskopischer Befunde nicht möglich.

4. Dagegen bleiben ausgeprägte Unterschiede in der Verbandstruktur und La-Bildung erhalten: a breitet sich immer ± flächig — gleichförmig aus. Die La können ausgeprägte, ± konzentrierte Zonierungen mit strahligen Diskontinuitäten aufweisen, entwickeln

aber nie die für b kennzeichnenden Tr-Ballungen (bes. am La-Saum) und steleoiden Aufwölbungen.

5. Allmählicher Verlust der Fähigkeit zur D-Bildung unter Kulturbedingungen ist auch bei anderen Vertretern aus den Gattungen *Cylindrospermum*, *Nostoc* und auch *Anabaena* nicht selten. Bevor die D-Bildung völlig erloschen ist, kann sie in engen Grenzen durch Wechsel im Angebot von P, N und Spurenelementen beeinflußt werden. Nach völligem Erlöschen der D-Bildung bleiben alle Versuche zu deren Wiederbelebung erfolglos (einschließlich t-Wechsel, UV-Bestrahlung, starker Wechsel im Lichtgenuß).

6. Ein taxonomischer Befund „*Cylindrospermum* ohne D" bleibt im Hinblick auf die Gattung fraglich, weil sie auch durch *Nostoc* vorgetäuscht sein kann. Aus Ho hervorgegangene junge Tr oder Keimlinge aus D weisen bei *Nostoc* meistens diese Strukturen auf: (xooooo) oder (xooooox), entsprechen also dem Befund „*Cylindrospermum* ohne D", der zugleich als morphologisch reduzierter *Nostoc* gedeutet werden kann.

7. Stets beginnen morphologische Verarmungen bei Nostocaceen unter Kulturbedingungen mit Hemmungen bei der D-Bildung. Dahingegen pflegt die Bildung von tHz ungemindert fortzubestehen, sofern sie nicht durch Überangebote von N im Substrat gehemmt wird.

8. Die D des hier behandelten *Cylindrospermum muscicola limariense* können ihre Lebensfähigkeit in trockenem Zustand in dicht verschlossenen Behältern mindestens 18 Jahre lang bewahren. Auch die D des vorliegenden *Nostoc* bleiben mehrere Jahre lang unter ähnlichen Bedingungen lebensfähig.

9. Das *Cylindrospermum*-Tr ist als bipolare oder als polargerichtete (monopolare) Z-Kette zu verstehen, je nachdem beide oder nur ein Tr-Ende von einer einporigen Hz besetzt sind (Abb. 22). Das einzelne Tr kann seine polare Orientierung wiederholt wechseln:

durch Tr-Bruch (Fragmentierung),
durch Ablösung einer gereiften D oder
durch Bildung einer tD an dem zuvor undifferenzierten Tr-Ende.

10. Die beiden ersten Vorgänge geschehen, sowohl als normale Entwicklungsschritte wie auch als Zufallsereignisse, unter äußeren Einwirkungen. Der dritte Fall trat als eine dem vorliegenden *Cylindrospermum*-Stamm eigentümliche Erscheinung nur in den ersten Jahren der Kultur auf und erlosch einige Zeit, bevor auch die Bildung der gattungstypischen stD aufhörte.

11. Maße und Gestalt der stD weisen auch bei einem Klon eine derart große, offenbar durch ökologische Faktoren und Reifungsvorgänge bedingte Variationsbreite auf, daß wenigstens *C. muscicola* und *C. stagnale*, möglicherweise zusammen mit *C. licheniforme* Kütz, als Vertreter eines Formenschwarms anzusehen sind, der sich mit den bisher üblichen taxonomischen Mitteln nicht aufgliedern läßt (vergleichbar der Gruppe *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. u. *Ph. uncinatum* Gom., möglicherweise einschließlich *Ph. favosum* (Bory) Gom.

12. Merkmale der Verbands- und La-Bildung können sich unter Kulturbedingungen stabiler erweisen als mikroskopische Merkmale. Das grundsätzlich gleiche Phänomen ist u. a. bei verschiedenen Rivulariaceen zu beobachten.

13. Hinsichtlich der morphologischen Variabilität (oder Variationsbreite) sind bei den Cyanophyten zu unterscheiden:

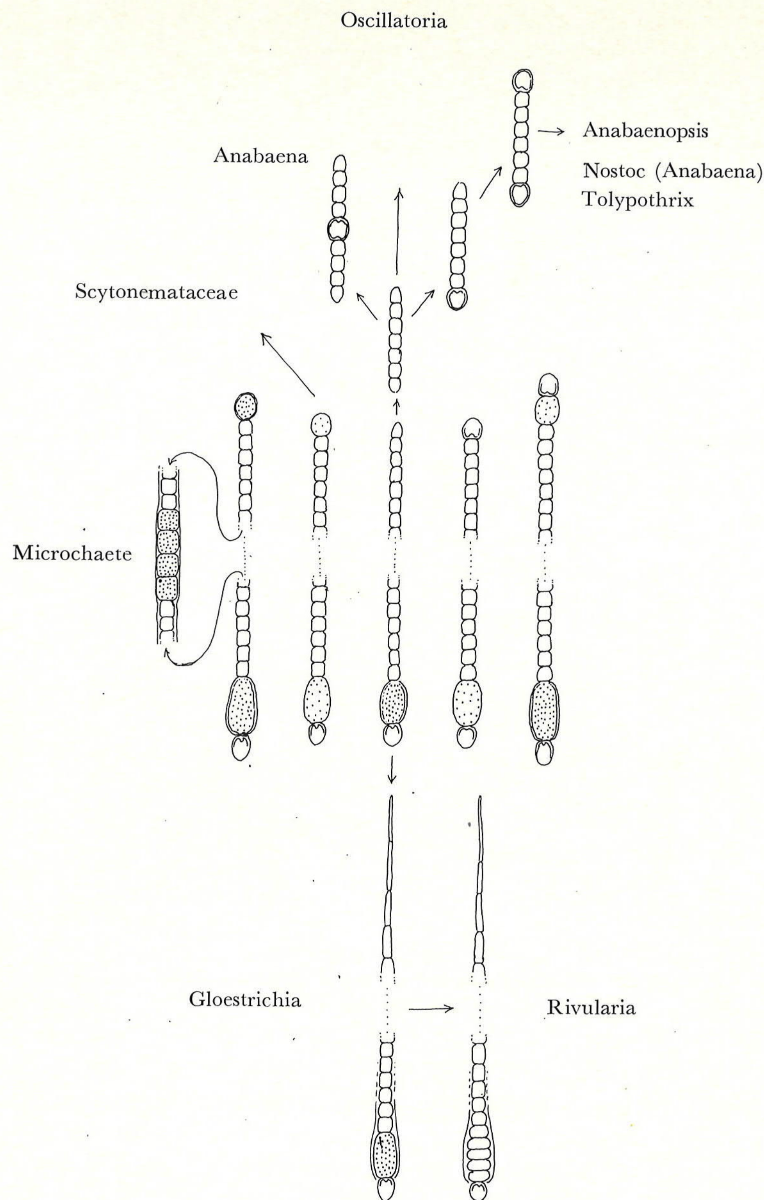


Abb. 22: Tr-morphologische Beziehungen verschiedener Bautypen, schematisch. Im Mittelfeld sind nach rechts hin der charakteristische Cylindrospermum-Bau und links die fa. limariense-Variante mit ihrer Beziehung zum Microcoleus-Bau dargestellt. Nach unten schließt sich über *Gloeotrichia* der Übergang zu den Rivulariaceen an. Nach oben weist das Hz-lose Ho einerseits auf die Oscillatoriaceen und andererseits, sofern Hz auftreten, entsprechend deren Position auf andere einreihige Hormogonale. Undifferenzierte Apikalschwellungen, (wie sie bei fa. *limariense* als Frühstadien der tD auftreten) sind bei Scytonematacene, einschließlich *Plectonema*, verbreitet (wenig- oder einzellige Ho).

a) Variationsbreite des als Taxon behandelten Formenschwarms unter Natur- und Kulturbedingungen,
b) Variationsbreite des einzelnen Stamms (= einer natürlichen Population),
c) Variationsbreite eines Klons
d) gerichtete Variabilität (einer Naturpopulation oder eines Klons) unter Kulturbedingungen.

Die Erscheinungen a bis c können als Streuungen verstanden werden, deren Umfänge gewöhnlich in dem Verhältnis a > b > c zueinander stehen. Dagegen bezeichnet d einen gerichteten Vorgang, der sich unter Laborbedingungen bisher als irreversibel erwiesen hat.

14. Anhand von 28 Stichproben, die insgesamt über 4000 Wertepaare von wachsenden und reifen freien stD bodenbewohnender *Cylindrospermum*-Arten aus Ostasien, Holstein und Chile umfassen (Tab. 4—7), ergibt sich (übereinstimmend mit weiteren, größtenteils unveröffentlichtem Material) u. a. eindeutig, daß die üblichen D-Maße (⌀ und Zh) taxonomisch nur in Ausnahmefällen und mit Vorbehalten brauchbar sind.

Liste der Abkürzungen

Ap	Apex	Lg	Länge (= Höhe)
D	Dauerzelle	n	Anzahl (Umfang) der Stichprobe
stD	subterminale D	NL	Nährlösung
tD	terminale D	o	veg. Zelle in Tr-Formel
e/e	optische Differenzierung zwischen Chromatoplasma und Zentroplasma	s	Standardabweichung
		s	selten
F	Faden	Tr	Trichom
h	häufig	V	Variationskoeffizient
Ho	Hormogonium	WK	Wasserkultur
Hz	Heterocyste	x	Hz in Tr-Formel
bHz	basale Hz (= tHz)	z	zerstreut
iHz	interkalare Hz (zweiporig)	Zh	Zellhöhe, Zell-Länge
tHz	terminale Hz (an Tr ohne sichere Polarisierung)	⌀	Durchmesser
		±	mehr oder weniger
Inko	Interferenzkontrast (nach Normarski)	( )	natürliche Enden in Tr-Formel
La	Lager		

Literaturverzeichnis

Biesalki, E. (1957): Pflanzenfarbenatlas. — Göttingen.

Canabaeus, L. (1929): Über die Heterocysten und Gasvakuolen der Blaualgen und ihre Beziehungen zueinander. — Pflanzenforschung **13**, 1—48.

Geitler, L. (1932): Cyanophyceae. — Rabenh. Kryptogamenflora **14**, 811—827, Leipzig.

Geitler, L. (1960): Schizophyceen. — Handb. d. Pflanzenanat. **6** (1), Berlin.

Glade, R. (1914): Zur Kenntnis der Gattung Cylindrospermum. — Beitr. z. Biol. d. Pfl. **12** (II), 295—346.

HERZOG, TH. (1954): Zur Bryophytenflora Chiles. — Rev. Bryol. et Lichén. **23** (1—2), 27—99.

HUBER-PESTALOZZI, G.: Das Phytoplankton des Süßwassers. 1. Teil: Allg. Teil, Blaualgen, Bakterien, Pilze. — Binnengewässer **16**, 186—191, Stuttgart.

KONDRATYEVA, N. V. (1958): On spore formation in blue-green algae. — Ukransk Bot. Zhur. **15**, (4), 61—69.

SCHWABE, G. H. (1947): Blaualgen und Lebensraum I. — Acta Bot. Taiwanica **1** (1) 3—58.

MEFFERT, M.-L. u. G. H. SCHWABE (im Druck): Zur Bestimmung einer roten Oscillatoria — ein Beitrag zur Variabilität von Oscillatoria rubescens D. C. — Schweiz. Z. f. Hydrol.

SCHWABE, G. H. (1962): Aus Böden von El Salvador kultivierte Blaualgen. — Nova Hedw. **1** (3 + 4) 495—545.

SCHWABE, G. H. (1964): Grundprobleme der Cyanophytensystematik I. — Gewässer u. Abwässer **36**, 7—39.

SCHWABE, G. H. (1967): Microchaete tenera Thur. als Vertreter der pleistomorphen Schicht des Cyanophytenstamms. — Nova Hedw. **13**, 423—448.

SCHWABE, G. H. u. E.-M. STANGE-BURSCHE (1964): Über Aphanizomenon gracile Lemm. — Arch. Hydrob. **60** (3), 249—277.

SIOLI, H. (1963): Beiträge zur regionalen Limnologie V. — Arch. f. Hydrob. **59** (3) 311—350.

STAUB, R. (1961): Ernährungsphysiologisch-autökologische Untersuchungen an der planktischen Blaualge Oscillatoria rubescens D. C. — Schweiz. Z. f. Hydrol. **23** (1) 82—198.